بسم الله الرحمن الرحيم

دانشگاه تبریز
دانشکده کشاورزی
گروه به نژادی و بیوتکنولوژی گیاهی

رساله برای دریافت درجه دکتری
در رشته‌ی اصلاح نباتات (گرایش ژنتیک بیومتری)

عنوان

ارتباط بین آنزیم‌های آنتی اکسیدان و صفات زراعی در ژنوتیپ‌های گندم پاییزه تحت تنش خشکی

استاد راهنما
دکتر مصطفی ولیزاده

اساتید مشاور
دکتر محمود تورچی- دکتر رضا فتوت

پژوهشگر
رعنا نادری

بهمن ۱۳۹۳

تقدیم به

به روح پاک پدرم که عالمانه به من آموخت تا چگونه در عرصه زندگی، ایستادگی را تجربه نمایم

به مادرم، دریای بی کران فداکاری و عشق که وجودم برایش همه رنج بود و وجودش برایم همه مهر

به همسر مهربانم که در تمام طول تحصیل همراه و همگام من بوده است

و به میوه زندگیم سپهر جان که آسایش او آرامش من است

تقدیر و سپاس

سپاس بی کران پروردگار یکتا را که بزرگترین امید و یاور در لحظه لحظه زندگیست. الهی مرا مدد کن تا دانش اندکم نه نردبانی باشد برای فزونی تکبر و غرور، نه حلقه‌ای برای اسارت و نه دست مایه‌ای برای تجارت، بلکه گامی باشد برای تجلیل از تو و متعالی ساختن زندگی خود و دیگران. حال که توفیق جمع آوری و تهیه این مجموعه را یافته‌ام بر خود واجب می دانم از استاد راهنمای ارجمندم، جناب آقای دکتر مصطفی ولیزاده که در کمال سعه صدر و صبوری، مرا راهنمایی نموده و با ارائه نظرات سازنده و رهنمودهای بی دریغشان در پیشبرد این رساله سعی تمام مبذول داشتند، با تمام وجود سپاسگذاری نمایم. از اساتید مشاور ارجمند جناب آقایان دکتر محمود تورچی و دکتر رضا فتوت که همواره در مشکلات و مسائل این تحقیق مایه دلگرمی و پیشرفتم بودند، صمیمانه سپاسگزارم. از داوران محترم جناب آقایان دکتر جلال صبا، دکتر سید سیامک علوی‌کیا و دکتر علی بنده حق که در بازخوانی دقیق و ظریف رساله زحمت زیادی را متقبل شدند، کمال تشکر و قدردانی را دارم. از تمامی اساتید گرانقدر گروه به‌ویژه جناب آقایان دکتر محمد مقدم، دکتر سعید اهری‌زاد و دکتر سیدابوالقاسم محمدی که در دوران تحصیل از محضرشان کسب علم و ادب نموده‌ام، تشکر می‌نمایم. از زحمات کارشناسان محترم گروه جناب آقای مهندس کهنمویی، سرکار خانم مهندس شریعت و سرکار خانم رنجبر به خاطر همکاری‌های بی‌دریغشان کمال تشکر و قدردانی را دارم. در پایان از تمامی دوستان و هم کلاسی‌های عزیزم که در طول این مدت افتخار آشنایی و مصاحبت با آن‌ها را داشتم، به پاس محبت‌های بی‌دریغشان سپاسگزارم. از زحمات و تلاش‌های خانواده عزیز و مهربانم که در تمام عرصه‌های زندگی‌ام با حمایت‌های بی‌دریغشان هموار کننده راهم بودند، صمیمانه سپاسگذارم و همواره قدردان الطاف بی‌دریغشان خواهم بود.

نام خانوادگی: نادری زرنقی **نام:** رعنا

عنوان رساله: ارتباط بین آنزیم‌های آنتی اکسیدان و صفات زراعی در ژنوتیپ‌های گندم پاییزه تحت تنش خشکی

استاد راهنما: دکتر مصطفی ولیزاده

اساتید مشاور: دکتر محمود تورچی- دکتر رضا فتوت

مقطع تحصیلی: دکتری تخصصی **رشته:** اصلاح نباتات **گرایش:** ژنتیک بیومتری **دانشگاه:** تبریز

دانشکده: کشاورزی **تاریخ فارغ التحصیلی: بهمن ماه ۹۳** **تعداد صفحه: ۲۱۰**

واژه‌های کلیدی: الکتروفورز، اسپکتروفتومتر، آنزیم‌های آنتی اکسیدان، تنش خشکی، گندم.

چکیده:

در این پژوهش اثر تنش خشکی بر میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان سوپراکسید دیسموتاز (SOD)، پراکسیداز (POX)، کاتالاز (CAT)، گلوتاتیون ردوکتاز (GR) و آسکوربات پراکسیداز (APX)، در بافت‌های برگی ۱۹ ژنوتیپ گندم پاییزه متعلق به سه گروه حساس، بینابین و متحمل به خشکی تحت سه شرایط کمبود آب (عادی، تنش متوسط و تنش شدید) در سه مرحله گیاهچه-ای، پنجه‌زنی و گلدهی مورد بررسی قرار گرفت. آزمایش‌ها به صورت فاکتوریل با طرح پایه کاملاً تصادفی در سه تکرار پیاده شدند. فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان SOD، CAT و POX با الکتروفورز در ژل‌های آکریلامید افقی ۷/۵٪ و GR، APX با استفاده از روش سنجش اسپکتروفتومتری اندازه‌گیری شد. ابتدا به منظور تأیید گروه‌بندی تحمل به خشکی ژنوتیپ‌های گندم با استفاده از برخی صفات زراعی و فیزیولوژیکی، آزمایش ارزیابی اولیه به عمل آمد. نتایج نشان داد که در شرایط تنش شدید گروه‌بندی اولیه بخصوص در مورد اکثریت ژنوتیپ‌های حساس و متحمل صادق است. در مرحله گیاهچه‌ای تنش کمبود آب از طریق ایجاد تنش اسمزی توسط پلی‌اتیلن‌گلیکول با سطوح صفر، ۴- و ۸- بار فراهم شد. بر روی ژل‌ها به‌ترتیب دو، هفت و یک ایزوفرم برای SOD، POX و CAT مشاهده شدند. تنش خشکی شدید موجب افزایش فعالیت آنزیم‌های POX_7، CAT، GR و APX به ترتیب به میزان ۵۳، ۶۱، ۱۲۹ و ۱۴۹ درصد گردید، در حالی که، فعالیت SOD_2 در تنش متوسط به میزان ۵۵٪ نسبت به شرایط عادی افزایش نشان داد. اثر متقابل تنش × گروه به جز SOD_1، POX_2 و POX_6 برای کلیه آنزیم‌های دیگر معنی‌دار بود. ترکیب گروه متحمل و تنش شدید بیشترین فعالیت آنزیمی را در کلیه موارد به خود اختصاص داد و اختلاف آن با ترکیب گروه متحمل و حالت عادی معنی‌دار بود. در دو گروه دیگر (بخصوص در گروه حساس) اختلاف اثر تنش متوسط و تنش شدید برای آنزیم‌های CAT، POX_1، POX_5، POX_7 و GR معنی‌دار نبود، در حالی که این اثر برای POX_3، POX_4، SOD_2 و APX معنی‌دار به دست آمد. تنش خشکی در مرحله پنجه‌زنی در سه شرایط آبی عادی (۹۰FC٪)، تنش متوسط (۶۰FC٪) و تنش شدید (۳۰FC٪) به صورت گلدانی در مزرعه اعمال شد. در این مرحله چهار ایزوزیم پایدار برای POX، یک ایزوزیم برای CAT و دو ایزوزیم برای SOD شناسایی و بررسی شد. تنش خشکی شدید موجب افزایش معنی‌دار فعالیت آنزیم‌های POX_2، SOD_2، CAT، GR و APX به ترتیب به میزان ۸۶، ۱۵، ۳۱، ۳۱ و ۶۵ درصد گردید. از بین آنزیم‌های مورد اشاره، ایزوزیم‌های SOD کمترین تغییر فعالیت را نشان دادند و بنابراین آنزیم SODاحتمالاً در مرحله پنجه‌زنی نقش کمتری در محافظت گیاه ایفاء می‌کند. اثر متقابل تنش × گروه برای POX_2، POX_3، GR و APXمعنی‌دار بود. در این مرحله ترکیب گروه متحمل و تنش شدید در کلیه موارد و ترکیب گروه بینابین و تنش شدید در تمامی موارد به جز APX بیشترین فعالیت آنزیمی را به خود اختصاص دادند. در حالی‌که گروه گندم‌های حساس در برابر شرایط تنش

خشکی واکنش معنی‌داری در مرحله پنجه‌زنی از خود نشان ندادند. در مرحلهٔ گلدهی برای CAT تنها یک ایزوزیم، برای SOD دو ایزوزیم و برای POX هشت ایزوزیم شناسایی و بررسی شد. تنش خشکی اثر معنی‌داری بر افزایش فعالیت آنزیم‌های CAT، POX_1، GR و APX به‌ترتیب ۲۹، ۷۸، ۸۱ و ۷۴ درصد داشت، در حالی که فعالیت ایزوزیم‌های SOD (SOD_1 و SOD_2) بدون تغییر ماند. مقایسه میانگین فعالیت GR در مرحلهٔ گلدهی نشان داد که برخلاف مراحل گیاهچه‌ای و پنجه‌زنی، فعالیت آنزیم GR در این مرحله در گروه متحمل نسبت به گروه حساس ۲۲ درصد کمتر برآورد گردید. اثر متقابل تنش × گروه برای POX_1، POX_2، POX_3، POX_5، GR و APX معنی‌دار بدست آمد. در مورد ایزوزیم‌های POX، ترکیب گروه متحمل و تنش شدید بیشترین فعالیت آنزیمی را به خود اختصاص داد، ولی گندم‌های گروه حساس در برابر تنش خشکی پاسخ معنی‌داری نشان ندادند. در حالی‌که در دو آنزیم GR و APX ترکیب گروه حساس و تنش شدید همانند گروه متحمل و تنش شدید بیشترین فعالیت آنزیمی را داشتند، ولی گندم‌های گروه بینابین واکنش یکسانی در شرایط محیطی نشان دادند. بررسی ارتباط فعالیت ایزوزیم‌های مورد مطالعه با عملکرد و سایر صفات زراعی در شرایط تنش خشکی شدید در مرحله گلدهی نشان داد که ایزوزیم POX_1 تأثیر مثبت بر طول سنبله اصلی، طول ریشک و عملکرد دانه داشته است. همچنین ایزوزیم SOD_1 تحت تنش متوسط خشکی و در مرحلهٔ گلدهی با داشتن بیشترین اثر مسقیم ارتباط معنی‌داری با طول ریشک و عملکرد به‌جا گذاشته است. در صورت تأیید این ارتباط‌ها در پژوهش‌های تکمیلی، می‌توان از آن‌ها به عنوان نشانگرهای مؤثر مرتبط با عملکرد در گندم استفاده کرد.

مقدمه ۱
فصل اول: بررسی منابع ۳
۱-۱- تاریخچه گندم ۳
۱-۲- تولید گندم در جهان و ایران ۳
۱-۳- گندم و مشخصات گیاه شناسی آن ۴
۱-۴- نیاز آبی گندم ۵
۱-۵- تنش های محیطی ۶
۱-۵-۱- مفهوم تنش و انواع آن ۶
۱-۵-۲- تنش خشکی ۷
۱-۵-۳- بررسی صفات مرتبط با تنش ۷
۱-۵-۳-۱- روابط آبی گیاه ۸
۱-۵-۳-۲- فتوسنتز و تبادلات گازی ۹
۱-۵-۳-۳- عملکرد و اجزای عملکرد ۱۱
۱-۶- تحمل به خشکی گندم ۱۲
۱-۷- تنش خشکی در مراحل مختلف رشد گندم ۱۳
۱-۷-۱- اثر تنش خشکی بر جوانه زنی و رشد گیاهچه ۱۳
۱-۷-۲- اثر تنش خشکی برسبز شدن تا تکمیل پنجه زنی ۱۴
۱-۷-۳- اثر تنش خشکی بر ساقه رفتن ۱۴
۱-۷-۴- اثر تنش خشکی بر خوشه دهی و گلدهی ۱۵
۱-۸- پاسخ گیاهان به تنش خشکی ۱۵
۱-۹- مقاومت گیاهان به خشکی ۱۷
۱-۱۰- راهکارهای مقابله با خشکی در گیاهان ۱۷
۱-۱۰-۱- گریز از خشکی ۱۸
۱-۱۰-۲- به تأخیرانداختن خشکی ۱۸
۱-۱۰-۲-۱- توسعه سیستم ریشه ای ۱۸
۱-۱۰-۲-۲- کاهش سطح برگ ۱۹
۱-۱۰-۲-۳- هدایت روزنه ای ۱۹
۱-۱۰-۳- تحمل خشکی ۲۰
۱-۱۰-۴- مکانیسم های فیزیولوژیکی ۲۰
۱-۱۰-۴-۱- حفظ رطوبت سلول ۲۰
۱-۱۰-۴-۲- افزایش غلظت محلول های درون سلولی ۲۱
۱-۱۰-۴-۳- تنظیم گرهای رشدی ۲۱
۱-۱۰-۴-۴- دفاع آنتی اکسیدانی ۲۱
۱-۱۰-۵- مکانیسم های مولکولی ۲۲
۱-۱۱- تنش اکسیداتیو ۲۲
۱-۱۲- گونه های فعال اکسیژن (ROS) ۲۳
۱-۱۲-۱- نحوه تولید ROS در گیاهان ۲۳

۱-۱۲-۲- مراکز تولید ROS به طور طبیعی در گیاهان ۲۴
۱-۱۲-۲-۱- کلروپلاست ۲۵
۱-۱۲-۲-۲- میتوکندری ۲۶
۱-۱۲-۲-۳- شبکه آندوپلاسمی ۲۷
۱-۱۲-۲-۴- میکروبادی ها ۲۷
۱-۱۲-۲-۵- غشاء پلاسمایی ۲۷
۱-۱۲-۳- تولید ROS تحت تنش ۲۸
۱-۱۳- سیستم های دفاعی آنتی اکسیدانی در گیاه ۲۸
۱-۱۳-۱- سوپراکسید دیسموتاز (SOD) ۲۹
۱-۱۳-۲- پراکسیداز (POX) ۳۲
۱-۱۳-۳- کاتالاز (CAT) ۳۳
۱-۱۳-۴- گلوتاتیون ردوکتاز (GR) ۳۴
۱-۱۳-۵- آسکوربات پراکسیداز (APX) ۳۵
۱-۱۴- استفاده از پلی اتیلن گلیکول به عنوان عامل القاء تنش خشکی ۳۸
اهداف پژوهش ۳۹
فصل دوم: مواد و روش ها ۴۰
۲-۱- ارزیابی اولیه ژنوتیپ ها در گلخانه ۴۰
۲-۱-۱- مواد گیاهی و شرایط کاشت گلخانه ای ۴۰
۲-۱-۲- طرح آزمایشی و نحوه اعمال تنش خشکی ۴۰
۲-۱-۳- صفات مورد اندازه گیری در گلخانه ۴۲
- محتوی نسبی آب برگ (RWC) ۴۲
- صفات ریشه ۴۳
- عملکرد دانه و برخی صفات زراعی ۴۴
۲-۲- نحوه اعمال تنش خشکی در مراحل مختلف رشد گندم ۴۴
۲-۲-۱- مرحلهٔ گیاهچه ای ۴۴
۲-۲-۲- مرحلهٔ پنجه زنی ۴۵
۲-۲-۳- مرحلهٔ گلدهی ۴۶
۲-۳- تجزیه های آنزیمی ۴۸
۲-۳-۱- بافت برگی مورد استفاده برای بررسی آنزیم ها ۴۸
۲-۳-۲- استخراج آنزیمی ۴۸
۲-۳-۳- تهیه ژل پلی آکریلامید افقی ۷/۵٪ ۴۸
۲-۳-۴- الکتروفورز با ژل پلی اکریلامید افقی ۵۰
۲-۳-۵- رنگ‌آمیزی آنزیم‌ها در روی ژل ۵۲
۲-۳-۵-۱- رنگ آمیزی کاتالاز (CAT) ۵۲
۲-۳-۵-۲- رنگ آمیزی سوپراکسیداز دیسموتاز (SOD) ۵۲
۲-۳-۵-۳- رنگ آمیزی پراکسیداز (POX) ۵۲
۲-۳-۶- نام گذاری نوارهای ایزوزیمی پس از الکتروفورز با ژل ۵۳

۲-۳-۷- کمی سازی فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان مورد مطالعه در ژل ۵۳
۲-۴- اندازه‌گیری فعالیت‌های آنزیمی با اسپکتروفتومتر ۵۳
۲-۴-۱- اندازه گیری فعالیت آنزیم گلوتاتیون ردوکتاز (GR) ۵۳
۲-۴-۲- اندازه گیری فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX) ۵۴
۲-۴-۳- تعیین غلظت پروتئین محلول ۵۴
۲-۵- تجزیه های آماری ۵۵
فصل سوم: نتایج و بحث ۵۷
۳-۱- نتایج ارزیابی اولیه ژنوتیپ ها در پاسخ به تنش خشکی ۵۷
۳-۱-۱- سطح ریشه ۵۷
۳-۱-۲- وزن خشک ریشه ۶۰
۳-۱-۳- ارتفاع بوته ۶۱
۳-۱-۴- طول سنبله اصلی ۶۲
۳-۱-۵- طول ریشک ۶۳
۳-۱-۶- عملکرد دانه ۶۳
۳-۱-۷- محتوای آب نسبی برگ (RWC) ۶۴
۳-۲- شناسایی ژنوتیپ های متحمل، بینابین و حساس به خشکی و تأیید گروهبندی اولیه ۶۵
۳-۲-۱- تجزیه خوشه ای ۶۵
۳-۲-۱-۱- تجزیه خوشه ای ژنوتیپ های گندم در شرایط تنش خشکی متوسط ۶۵
۳-۲-۱-۲- تجزیه خوشه ای ژنوتیپ های گندم در شرایط تنش خشکی شدید ۶۸
۳-۳- بررسی فعالیت آنزیم های آنتی اکسیدان ژنوتیپ های گندم ۷۰
۳-۳-۱- مرحلهٔ گیاهچه ای ۷۰
۳-۳-۱-۱- آنزیم کاتالاز (CAT) ۷۲
۳-۳-۱-۲- آنزیم سوپراکسیددیسموتاز (SOD) ۷۴
۳-۳-۱-۳- پراکسیداز (POX) ۷۷
۳-۳-۱-۴- آنزیم گلوتاتیون ردوکتاز (GR) ۸۵
۳-۳-۱-۵- آنزیم آسکوربات پراکسیداز (APX) ۸۷
۳-۳-۲- مرحلهٔ پنجه زنی ۹۰
۳-۳-۲-۱- کاتالاز (CAT) ۹۰
۳-۳-۲-۲- سوپراکسید دیسموتاز (SOD) ۹۴
۳-۳-۲-۳- پراکسیداز (POX) ۹۶
۳-۳-۲-۴- گلوتاتیون ردوکتاز (GR) ۱۰۱
۳-۳-۲-۵- آسکوربات پراکسیداز (APX) ۱۰۳
۳-۳-۳- مرحله گلدهی ۱۰۶
۳-۳-۳-۱- کاتالاز (CAT) ۱۰۸
۳-۳-۳-۲- سوپراکسید دیسموتاز (SOD) ۱۱۱
۳-۳-۳-۳- پراکسیداز (POX) ۱۱۴
۳-۳-۳-۴- گلوتاتیون ردوکتاز (GR) ۱۱۹

۳-۳-۳-۵- آسکوربات پراکسیداز (APX) ۱۲۱
۳-۴- اثر تنش خشکی بر عملکرد و اجزای عملکرد ۱۲۳
۳-۴-۱- ارتفاع بوته ۱۲۴
۳-۴-۲- طول سنبله اصلی ۱۲۷
۳-۴-۳- طول ریشک ۱۲۷
۳-۴-۴- تعداد دانه در سنبله اصلی ۱۲۸
۳-۴-۵- وزن سنبله اصلی ۱۲۸
۳-۴-۶- عملکرد دانه تک بوته ۱۲۹
۳-۴-۷- محتوای آب نسبی برگ (RWC) ۱۳۰
- بررسی ارتباط بین آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی در ژنوتیپ های گندم تحت تنش خشکی ۱۳۱
۳-۵- تجزیه همبستگی کانونیک ۱۳۱
۳-۵-۱- تجزیه همبستگی کانونیک صفات مورد مطالعه در مرحلهٔ گیاهچه ای ۱۳۱
۳-۵-۱-۱- تجزیه همبستگی کانونیک براساس صفات مورد مطالعه تحت شرایط عادی در مرحلهٔ گیاهچه ای ۱۳۱
۳-۵-۱-۲- تجزیه همبستگی کانونیک براساس صفات مورد مطالعه تحت شرایط تنش متوسط در مرحلهٔ گیاهچه ای ۱۳۱
۳-۵-۱-۳- تجزیه همبستگی کانونیک براساس صفات مورد مطالعه تحت شرایط تنش شدید در مرحلهٔ گیاهچه ای ۱۳۲
۳-۵-۲- تجزیه همبستگی کانونیک صفات مورد مطالعه در مرحلهٔ پنجه زنی ۱۳۴
۳-۵-۲-۱- تجزیه همبستگی کانونیک براساس صفات مورد مطالعه تحت شرایط عادی در مرحلهٔ پنجه زنی ۱۳۴
۳-۵-۲-۲- تجزیه همبستگی کانونیک براساس صفات مورد مطالعه تحت شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ پنجه زنی ۱۳۵
۳-۵-۲-۳- تجزیه همبستگی کانونیک براساس صفات مورد مطالعه تحت شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ پنجه زنی. ۱۳۷
۳-۵-۳- تجزیه همبستگی کانونیک صفات مورد مطالعه در مرحلهٔ گلدهی ۱۳۷
۳-۵-۳-۱- تجزیه همبستگی کانونیک براساس صفات مورد مطالعه تحت شرایط عادی در مرحلهٔ گلدهی ۱۳۷
۳-۵-۳-۲- تجزیه همبستگی کانونیک براساس صفات مورد مطالعه تحت شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی .. ۱۳۹
۳-۵-۳-۳- تجزیه همبستگی کانونیک براساس صفات مورد مطالعه تحت شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گلدهی ۱۴۱
۳-۶- تجزیه همبستگی ساده ۱۴۳
۳-۶-۱- همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در مرحلهٔ گیاهچه ای ۱۴۳
۳-۶-۱-۱- همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گیاهچه ای ۱۴۳
۳-۶-۱-۲- همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔگیاهچه ای ۱۴۳
۳-۶-۱-۳- همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔگیاهچه ای ۱۴۴
۳-۶-۲- همبستگی بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی در مرحلهٔ پنجه زنی ۱۴۸
۳-۶-۲-۱- همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ پنجه زنی ۱۴۸
۳-۶-۲-۲- همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔپنجه زنی ۱۴۸
۳-۶-۲-۳- همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ پنجه زنی ۱۴۸
۳-۶-۳- همبستگی بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی در مرحلهٔ گلدهی ۱۵۳
۳-۶-۳-۱- همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی ۱۵۳
۳-۶-۳-۲- همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی ۱۵۳
۳-۶-۳-۳- همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گلدهی ۱۵۴

۳-۷- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی در مرحله گلدهی ۱۵۹
۳-۷-۱- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و ارتفاع بوته..... ۱۵۹
۳-۷-۱-۱- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و ارتفاع بوته در شرایط حالت عادی..... ۱۵۹
۳-۷-۱-۲- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و ارتفاع بوته در شرایط تنش متوسط..... ۱۶۰
۳-۷-۱-۳- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و ارتفاع بوته در شرایط تنش خشکی شدید ۱۶۱
۳-۷-۲- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و طول سنبله اصلی..... ۱۶۲
۳-۷-۲-۱- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و طول سنبله اصلی در شرایط حالت عادی. ۱۶۲
۳-۷-۲-۲- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و طول سنبله اصلی در شرایط تنش خشکی متوسط ۱۶۳
۳-۷-۲-۳- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و طول سنبله اصلی در شرایط تنش خشکی شدید ۱۶۴
۳-۷-۳- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و طول ریشک ۱۶۵
۳-۷-۳-۱- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و طول ریشک در شرایط حالت عادی..... ۱۶۵
۳-۷-۳-۲- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و طول ریشک در شرایط تنش متوسط ۱۶۶
۳-۷-۳-۳- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و طول ریشک در شرایط تنش شدید..... ۱۶۷
۳-۷-۴- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و تعداد دانه در سنبله اصلی..... ۱۶۸
۳-۷-۴-۱- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و تعداد دانه در سنبله اصلی در شرایط حالت عادی ۱۶۸
۳-۷-۴-۲- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و تعداد دانه در سنبله اصلی در شرایط تنش خشکی متوسط ۱۶۹
۳-۷-۴-۳- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و تعداد دانه در سنبله اصلی در شرایط تنش خشکی شدید ۱۷۰
۳-۷-۵- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و وزن سنبله اصلی ۱۷۱
۳-۷-۵-۱- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و وزن سنبله اصلی در شرایط حالت عادی.. ۱۷۱
۳-۷-۵-۲- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و وزن سنبله اصلی تحت شرایط تنش متوسط ۱۷۲
۳-۷-۵-۳- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و وزن سنبله اصلی تحت شرایط تنش شدید۱۷۲
۳-۷-۶- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و عملکرد دانه..... ۱۷۳
۳-۷-۶-۱- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و عملکرد دانه در شرایط حالت عادی..... ۱۷۳
۳-۷-۶-۲- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و عملکرد دانه در شرایط تنش متوسط ۱۷۴
۳-۷-۶-۳- رگرسیون گام به گام و تجزیه علیت بین آنزیم های آنتی اکسیدان و عملکرد دانه در شرایط تنش شدید..... ۱۷۵
مقایسه نتایج فعالیت آنزیم ها در سه مرحله رشدی مورد مطالعه..... ۱۷۶
جمع بندی نتایج..... ۱۷۷
پیشنهادات ۱۷۹
منابع مورد استفاده..... ۱۸۰
ضمیمه ۱۹۸

شکل ۱-۱. میزان نیاز آبی گندم در مراحل مختلف رشد. ۶
شکل ۱-۲. نحوهٔ تولید ROSها در سلول (میتلر، ۲۰۰۲). ۲۴
شکل ۱-۳. مراکز تولید ROSها در سلول. ۲۵
شکل ۱-۴. مسیر تنفس نوری در سلول های گیاهان فتوسنتزکننده. ۲۶
شکل ۱-۵. مجموعه دفاعی آنزیم های آنتی اکسیدان و مسیرهای مهار ROS ها در گیاهان. ۳۰
شکل ۱-۶. چرخه آسکوربات- گلوتایتون به عنوان یک سیستم دفاعی تحت تنش اکسیداسیون نوری. ۳۶
شکل ۲-۱. الف) نشاء بذور گندم داخل نایلون ها، ب) نمایی از گلخانه. ۴۲
شکل۲-۲. اندازه گیری محتوی نسبی آب برگ. ۴۲
شکل ۲-۳. مراحل رنگ آمیزی ریشه ۴۳
شکل ۲-۴. نمودار میزان غلظت PEG – 6000 براساس فرمول میشل (۱۹۷۳). ۴۵
شکل ۲-۵. الف) نمایی از گلخانه پلاستیکی مستقر در مزرعه ۴۶
شکل ۲-۶. الف) مراحل بهاره سازی، ب) نشاء بذور در گلدان های مزرعه، ج) نمایی از گلخانه پلاستیکی مستقر در مزرعه بعد از اعمال تنش خشکی، د) نمایی از گلخانه پس از تورکشی. ۴۷
شکل ۲-۷. الف) ایجاد چاهک در روی ژل، ب) بارگذاری کاغذهای آغشته به عصاره، ۵۱
ج) خارج نمودن نمونه های کاغذی از ژل، د) راه اندازی الکتروفورز افقی، ه) برش ژل. ۵۱
شکل ۲-۸. نمونه ای از نامگذاری و حرکت نوارهای ایزوزیمی در آنزیم پراکسیداز. ۵۳
شکل ۲-۹. منحنی استاندارد پروتئین. ۵۵
شکل ۳-۱. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم برای وزن خشک ریشه. ۶۱
شکل ۳-۲. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم برای طول سنبله اصلی. ۶۲
شکل ۳-۳. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم برای عملکرد دانه. ۶۴
شکل ۳-۴. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم برای RWC. ۶۵
شکل ۳-۵. تجزیه خوشه ای ژنوتیپ های گندم براساس صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی متوسط. ۶۶
شکل ۳-۶. تجزیه خوشه ای ژنوتیپ های گندم براساس صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی شدید. ۶۸
شکل ۳-۷. نمونه هایی از الگوی نواربندی در برخی ژنوتیپ های گندم پائیزه در شرایط تنش اسمزی متفاوت در مرحلهٔ گیاهچه ای... ۷۱
شکل ۳-۸ میانگین فعالیت دنسیتومتریک CAT در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۷۳
شکل ۳-۹. میانگین ترکیبات تیماری تنش وگروه های گندم از لحاظ فعالیت CAT در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۷۳
شکل ۳-۱۱. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم SOD_2 در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۷۵
شکل ۳-۱۲. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم از لحاظ فعالیت ایزوزیم SOD_2 در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۷۶
شکل ۳-۱۳. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم های POX در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۸۰
شکل ۳-۱۴. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم از لحاظ فعالیت ایزوزیم های POX در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۸۴
شکل ۳-۱۸. میانگین فعالیت GR در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۸۶
شکل ۳-۱۹. میانگین فعالیت GR در شرایط تنش اسمزی متفاوت در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۸۶
شکل ۳-۲۰. میانگین ترکیبات تیماری تنش وگروه های گندم از لحاظ فعالیت GR در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۸۷
شکل ۳-۲۱. میانگین فعالیت APX در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۸۸
شکل ۳-۲۲. میانگین فعالیت APX در شرایط تنش اسمزی متفاوت در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۸۸
شکل ۳-۲۳. میانگین ترکیبات تیماری تنش وگروه های گندم از لحاظ فعالیت APX در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۸۸
شکل ۳-۲۵. نمونه هایی از الگوی نواربندی در برخی ژنوتیپ های گندم پائیزه در شرایط تنش خشکی در مرحلهٔ پنجه زنی ۹۱

شکل ۳-۲۷. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم SOD_1 در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ پنجه زنی. ۹۵
شکل ۳-۲۸. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم POX_3 در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ پنجه زنی. ۹۹
شکل ۳-۲۹. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم از لحاظ فعالیت ایزوزیم های POX در مرحلهٔ پنجه زنی. ۱۰۰
شکل ۳-۳۲. میانگین فعالیت اسپکتروفتومتریک آنزیم GR در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ پنجه زنی. ۱۰۲
شکل ۳-۳۳. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم از لحاظ فعالیت آنزیم GR در مرحلهٔ پنجه زنی. ۱۰۳
شکل ۳-۳۴. میانگین فعالیت اسپکتروفتومتریک آنزیم APX در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ پنجه زنی. ۱۰۵
شکل ۳-۳۵. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم از لحاظ فعالیت آنزیم APX در مرحلهٔ پنجه زنی. ۱۰۵
شکل ۳-۳۷. نمونه هایی از الگوی نواربندی در برخی ژنوتیپ های گندم پائیزه در شرایط تنش خشکی در مرحلهٔ گلدهی. ۱۰۷
شکل ۳-۳۸. میانگین فعالیت دنسیتومتریک آنزیم CAT در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ گلدهی. ۱۰۹
شکل ۳-۳۹. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم های POX در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ گلدهی. ۱۱۵
شکل ۳-۴۰. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم از لحاظ فعالیت ایزوزیم های POX در مرحلهٔ گلدهی. ۱۱۷
شکل ۳-۴۱. میانگین فعالیت اسپکتروفتومتریک آنزیم GR در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ گلدهی. ۱۲۰
شکل ۳-۴۲. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم از لحاظ فعالیت آنزیم GR در مرحلهٔ گلدهی. ۱۲۰
شکل ۳-۴۴. میانگین فعالیت اسپکتروفتومتریک آنزیم APX در ژنوتیپ های گندم مورد مطالعه در مرحلهٔ گلدهی. ۱۲۱
شکل ۳-۴۵. میانگین ترکیبات تیماری تنش و گروه های گندم از لحاظ فعالیت آنزیم APX در مرحلهٔ گلدهی. ۱۲۲
شکل ۳-۱۰. فعالیت دنسیتومتریک CAT در ژنوتیپ‌های درون گروه‌های گندم در شرایط تنش اسمزی متفاوت در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۱۹۸
شکل ۳-۱۵. فعالیت دنسیتومتریک POX_3 در ژنوتیپ‌های درون گروه‌های گندم در شرایط تنش اسمزی متفاوت در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۲۰۰
شکل ۳-۱۶. فعالیت دنسیتومتریک POX_5 در ژنوتیپ‌های درون گروه‌های گندم در شرایط تنش اسمزی متفاوت در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۲۰۱
شکل ۳-۱۷. فعالیت دنسیتومتریک POX_7 در ژنوتیپ‌های درون گروه‌های گندم در شرایط تنش اسمزی متفاوت در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۲۰۲
شکل ۳-۲۴. فعالیت دنسیتومتریک APX در ژنوتیپ‌های درون گروه‌های گندم در شرایط تنش اسمزی متفاوت در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۲۰۳
شکل ۳-۲۶. فعالیت دنسیتومتریک CAT در ژنوتیپ‌های درون گروه‌های گندم در شرایط تنش متفاوت در مرحلهٔ پنجه زنی. ۲۰۴
شکل ۳-۳۰. فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم POX_2 در ژنوتیپ‌های درون گروه‌های گندم در شرایط تنش متفاوت در مرحلهٔ پنجه زنی. ۲۰۵
شکل ۳-۳۱. فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم POX_3 در ژنوتیپ‌های درون گروه‌های گندم در شرایط تنش متفاوت در مرحلهٔ پنجه زنی. ۲۰۶
شکل ۳-۳۶. فعالیت اسپکتروفتومتریک آنزیم APX در ژنوتیپ‌های درون گروه‌های گندم در شرایط تنش متفاوت در مرحلهٔ پنجه زنی. ۲۰۷
شکل ۳-۴۳. فعالیت دنسیتومتریک GR در ژنوتیپ‌های درون گروه‌های گندم در شرایط تنش متفاوت در مرحلهٔ گلدهی. ۲۰۸
شکل ۳-۴۶. فعالیت دنسیتومتریک APX در ژنوتیپ‌های درون گروه‌های گندم در در شرایط تنش متفاوت در مرحلهٔ گلدهی. ۲۰۹

جدول ۱-۱. تعیین مکان، نیمه عمر و هدف گونه های فعال اکسیژن در سلول های گیاهان ۲۴
جدول ۲-۱. تعیین غلظت PEG –6000 براساس فرمول میشل..... ۴۵
جدول ۳-۱. تجزیه واریانس صفات مورد مطالعه ژنوتیپ های گندم در سطوح مختلف تنش خشکی. ۵۸
جدول ۳-۲. مقایسه میانگین گروه های گندم از نظر صفات مورد ارزیابی..... ۵۹
جدول ۳-۳. مقایسه میانگین ژنوتیپ های گندم از نظر صفات مورد ارزیابی..... ۵۹
جدول ۳-۴. مقایسه میانگین صفات مورد ارزیابی در سطوح مختلف تنش خشکی. ۵۹
جدول ۳-۵. میانگین خوشه ها و درصد انحراف آنها از میانگین کل برای صفات مورد مطالعه در گندم در شرایط تنش خشکی متوسط. ۶۷
جدول ۳-۶. میانگین خوشه ها و درصد انحراف آنها از میانگین کل برای صفات مورد مطالعه در گندم در شرایط تنش خشکی شدید. ۶۹
جدول ۳-۷. تجزیه واریانس اثر تنش اسمزی بر فعالیت آنزیم های CAT و SOD در برگ های گندم پاییزه در مرحلهٔ گیاهچه ای.... ۷۲
جدول ۳-۸. میانگین فعالیت دنسیتومتریک کاتالاز در شرایط تنش اسمزی متفاوت در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۷۳
جدول ۳-۹. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم SOD_2 در گروه های گندم در مرحلهٔ گیاهچه ای..... ۷۵
جدول ۳-۱۰. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم‌های SOD گندم در شرایط تنش اسمزی متفاوت در مرحلهٔ گیاهچه ای..... ۷۶
جدول ۳-۱۱. تجزیه واریانس اثر تنش اسمزی بر فعالیت ایزوزیم های پراکسیداز در برگ ژنوتیپ های گندم پاییزه در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۷۹
جدول ۳-۱۲. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم‌های پراکسیداز در گروه های گندم در مرحلهٔ گیاهچه ای..... ۸۱
جدول ۳-۱۳. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم‌های POX گندم در شرایط تنش اسمزی متفاوت در مرحلهٔ گیاهچه ای..... ۸۱
جدول ۳-۱۴. تجزیه واریانس اثر تنش اسمزی بر فعالیت آنزیم های GR و APX در برگ های گندم پاییزه در مرحلهٔ گیاهچه ای.... ۸۵
جدول ۳-۱۵. تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بر فعالیت دنسیتومتریک آنزیم های آنتی اکسیدان در ژنوتیپ های گندم پاییزه در مرحلهٔ پنجه زنی..... ۹۲
جدول ۳-۱۶. میانگین فعالیت دنسینومتریک CAT در گروه های گندم در مرحلهٔ پنجه‌زنی. ۹۳
جدول ۳-۱۷. میانگین فعالیت دنسیتومتریک CAT گندم در شرایط تنش در مرحلهٔ پنجه‌زنی. ۹۳
جدول ۳-۱۸. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم SOD_2 در گروه های گندم در مرحلهٔ پنجه‌زنی..... ۹۵
جدول ۳-۱۹. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم‌های SOD گندم در شرایط تنش در مرحلهٔ پنجه‌زنی..... ۹۶
جدول ۳-۲۰. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم‌های POX در گروه های گندم در مرحلهٔ پنجه‌زنی. ۹۷
جدول ۳-۲۱. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم‌های POX گندم در شرایط تنش در مرحلهٔ پنجه‌زنی..... ۹۸
جدول ۳-۲۲. تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم های GR و APX در ژنوتیپ های گندم پاییزه در مرحلهٔ پنجه زنی. ۱۰۰
جدول ۳-۲۳. میانگین فعالیت آنزیم GR گندم در شرایط تنش در مرحلهٔ پنجه‌زنی. ۱۰۱
جدول ۳-۲۴. میانگین فعالیت اسپکتروفتومتریک آنزیم APX در گروه های گندم در مرحلهٔ پنجه‌زنی..... ۱۰۴
جدول ۳-۲۵. میانگین فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز گندم در شرایط تنش در مرحلهٔ پنجه‌زنی. ۱۰۵
جدول ۳-۲۶. تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم های CAT و SOD در برگ های گندم پاییزه در مرحلهٔ گلدهی. ۱۰۸
جدول ۳-۲۷. میانگین فعالیت آنزیم کاتالاز در گروه های گندم در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۰۹
جدول ۳-۲۸. میانگین فعالیت آنزیم کاتالاز گندم در شرایط تنش در مرحله گلدهی..... ۱۱۰
جدول ۳-۲۹. میانگین فعالیت ایزوزیم‌های SOD در گروه های گندم در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۱۱
جدول ۳-۳۰. تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بر فعالیت ایزوزیم های پراکسیداز در برگ ژنوتیپ های گندم پاییزه در مرحلهٔ گلدهی. ۱۱۳

جدول ۳-۳۱. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم‌های POX در گروه های گندم در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۱۴
جدول ۳-۳۲. میانگین فعالیت دنسیتومتریک ایزوزیم‌های POX گندم در شرایط تنش در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۱۶
جدول ۳-۳۳. تجزیه واریانس اثر تنش خشکی بر فعالیت آنزیم های GR و APX در ژنوتیپ های گندم پاییزه در مرحلهٔ گلدهی. ۱۱۸
جدول ۳-۳۴. میانگین فعالیت اسپکتروفتومتریک آنزیم GR در گروه های گندم در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۱۹
جدول ۳-۳۵. میانگین فعالیت دنسیتومتریک GR گندم در شرایط تنش در مرحله گلدهی..... ۱۲۰
جدول ۳-۳۶. میانگین فعالیت دنسیتومتریک APX گندم در سه شرایط تنش در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۲۲
جدول ۳-۳۷. تجزیه واریانس صفات مورد مطالعه ژنوتیپ های گندم در سطوح مختلف تنش خشکی در آزمایش بهار ۱۳۹۱..... ۱۲۵
جدول ۳-۳۸. مقایسه میانگین گروه های گندم از نظر صفات مورد ارزیابی در آزمایش بهار ۱۳۹۱..... ۱۲۶
جدول ۳-۳۹. مقایسه میانگین ژنوتیپ های گندم از نظر صفات مورد ارزیابی در آزمایش بهار ۱۳۹۱..... ۱۲۶
جدول ۳-۴۰. مقایسه میانگین صفات مورد ارزیابی در سطوح مختلف تنش خشکی..... ۱۲۹
جدول ۳-۴۱. همبستگی های کانونیک بین آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی گندم برای حالت عادی در مرحلهٔ گیاهچه ای.. ۱۳۱
جدول ۳-۴۲. همبستگی های کانونیک بین آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی گندم برای تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گیاهچه ای..... ۱۳۲
جدول ۳-۴۳. ضرایب کانونیک در متغیرهای کانونیک اول برای تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گیاهچه ای (همبستگی کانونیک آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی ژنوتیپ های گندم)..... ۱۳۳
جدول ۳-۴۴. همبستگی های کانونیک بین آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی گندم برای تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گیاهچهای..... ۱۳۳
جدول ۳-۴۵. همبستگی های کانونیک بین آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی گندم برای حالت عادی در مرحلهٔ پنجه زنی. ... ۱۳۴
جدول ۳-۴۶. ضرایب کانونیک در دو متغیرهای کانونیک اول برای حالت عادی در مرحلهٔ پنجه زنی (همبستگی کانونیک آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی ژنوتیپ های گندم)..... ۱۳۵
جدول ۳-۴۷. همبستگی های کانونیک بین آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی گندم برای تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ پنجه زنی..... ۱۳۶
جدول ۳-۴۸. ضرایب کانونیک در دو متغیرهای کانونیک اول برای تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ پنجه زنی (همبستگی کانونیک آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی ژنوتیپ های گندم)..... ۱۳۶
جدول ۳-۴۹. همبستگی های کانونیک بین آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی گندم برای تنش خشکی شدید در مرحلهٔ پنجه زنی. ۱۳۷
جدول ۳-۵۰. همبستگی های کانونیک بین آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی گندم برای حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۳۷
جدول ۳-۵۱. ضرایب کانونیک در دو متغیرهای کانونیک اول برای حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی (همبستگی کانونیک آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی ژنوتیپ های گندم)..... ۱۳۸
جدول ۳-۵۲. همبستگی های کانونیک بین آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی گندم برای تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی. ۱۳۹
جدول ۳-۵۳. ضرایب کانونیک در دو متغیرهای کانونیک اول برای تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی (همبستگی کانونیک آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی ژنوتیپ های گندم)..... ۱۴۰
جدول ۳-۵۵. ضرایب کانونیک در متغیرهای کانونیک اول برای تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گلدهی (همبستگی کانونیک آنزیم های آنتی اکسیدان و صفات زراعی ژنوتیپ های گندم)..... ۱۴۲
جدول ۳-۵۶. ضرایب همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گیاهچه ای..... ۱۴۵
جدول ۳-۵۷. ضرایب همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گیاهچه ای..... ۱۴۶

جدول ۳-۵۸. ضرایب همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گیاهچه ای. ۱۴۷
جدول ۳-۵۹. ضرایب همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ پنجه زنی. ۱۵۰
جدول ۳-۶۰. ضرایب همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ پنجه زنی. ۱۵۱
جدول ۳-۶۱. ضرایب همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ پنجه زنی. ۱۵۲
جدول ۳-۶۲. ضرایب همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی. ۱۵۶
جدول ۳-۶۳. ضرایب همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی. ۱۵۷
جدول ۳-۶۴. ضرایب همبستگی ساده بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گلدهی. ۱۵۸
جدول ۳-۶۵. رگرسیون گام به گام ارتفاع بوته به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۵۹
در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی. ۱۵۹
جدول ۳-۶۶. ضرایب علّیت برای ارتفاع بوته و صفات وارد شده به مدل در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی. ۱۵۹
جدول ۳-۶۷. رگرسیون گام به گام ارتفاع بوته به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۶۰
در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۰
جدول ۳-۶۸. ضرایب علّیت برای ارتفاع بوته و صفات وارد شده به مدل در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۱
جدول ۳-۶۹. رگرسیون گام به گام ارتفاع بوته به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۶۱
در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۱
جدول ۳-۷۰. رگرسیون گام به گام طول سنبله اصلی به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۶۲
در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۲
جدول ۳-۷۱. ضرایب علّیت برای طول سنبله اصلی و صفات وارد شده به مدل در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۲
جدول ۳-۷۲. رگرسیون گام به گام طول سنبله اصلی به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل در
شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۳
جدول ۳-۷۳. ضرایب علّیت برای طول سنبله اصلی و صفات وارد شده به مدل در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۳
جدول ۳-۷۴. رگرسیون گام به گام طول سنبله اصلی به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۶۴
در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۴
جدول ۳-۷۵. ضرایب علّیت برای طول سنبله اصلی و صفات وارد شده به مدل در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۴
جدول ۳-۷۶. رگرسیون گام به گام طول ریشک به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۶۵
در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۵
جدول ۳-۷۷. ضرایب علّیت برای طول ریشک و صفات وارد شده به مدل در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۵
جدول ۳-۷۸. رگرسیون گام به گام طول ریشک به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۶۶
در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۶
جدول ۳-۷۹. ضرایب علّیت برای طول ریشک و صفات وارد شده به مدل در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۶
جدول ۳-۸۰. رگرسیون گام به گام طول ریشک به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۶۷
در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۷
جدول ۳-۸۱. ضرایب علّیت برای طول ریشک و صفات وارد شده به مدل در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۷
جدول ۳-۸۲. رگرسیون گام به گام تعداد دانه در سنبله اصلی به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل
در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۸
جدول ۳-۸۳. رگرسیون گام به گام تعداد دانه در سنبله اصلی به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل
در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی. ۱۶۹

جدول ۳-۸۴. ضرایب علَیت برای تعداد دانه در سنبله اصلی و صفات وارد شده به مدل در شرایط تنش خشکی متوسط در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۶۹
جدول ۳-۸۵. رگرسیون گام به گام تعداد دانه در سنبله اصلی به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۷۰
جدول ۳-۸۶. رگرسیون گام به گام وزن سنبله اصلی به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۷۱
در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۷۱
جدول ۳-۸۷. ضرایب علَیت برای وزن سنبله اصلی و صفات وارد شده به مدل در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۷۱
جدول ۳-۸۸. رگرسیون گام به گام وزن سنبله اصلی به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل در شرایط تنش خشکی شدید در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۷۲
جدول ۳-۸۹. رگرسیون گام به گام عملکرد دانه به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۷۳
در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۷۳
جدول ۳-۹۰. ضرایب علَیت برای عملکرد دانه و صفات وارد شده به مدل در شرایط حالت عادی در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۷۴
جدول ۳-۹۱. رگرسیون گام به گام عملکرد دانه به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۷۴
در شرایط تنش متوسط در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۷۴
جدول ۳-۹۲. رگرسیون گام به گام عملکرد دانه به عنوان متغیر وابسته و آنزیم های آنتی اکسیدان به عنوان متغیرهای مستقل ۱۷۵
در شرایط تنش شدید در مرحلهٔ گلدهی..... ۱۷۵

مقدمه

خشکی مهم‌ترین عامل محدود کنندهٔ رشد و کاهش تولید محصولات زراعی در سراسر جهان به حساب می‌آید (بویر، ۱۹۸۲). کشور ایران در کمربند بیابانی جهان قرار دارد و به عنوان منطقه‌ای خشک و نیمه-خشک منظور می‌شود. متوسط بارندگی در کشور در حدود ۲۵۰ میلی‌متر است که این میزان یک سوم متوسط بارندگی در جهان می‌باشد. در بسیاری از مناطق ایران، میزان بارندگی کم بوده و بیشتر در فصول پاییز و زمستان صورت می‌گیرد. بنابراین در این مناطق حتی در شرایط کشت آبی نیز در فصل بهار، کمبود آب و تنش خشکی پیش می‌آید که تقریباً همزمان با گرده‌افشانی و پرشدن دانه در گندم است. سطح زیر کشت گندم در ایران ۶/۵ میلیون هکتار است که ۴/۲ میلیون هکتار آن به کشت دیم و ۲/۳ میلیون هکتار آن به کشت آبی اختصاص دارد (فائو، ۲۰۱۳). لذا تنش خشکی عامل اصلی کاهش رشد گیاهان و عملکرد آنها در مناطق نیمه خشک محسوب می‌شود که موجب تحریک گیاه به یکسری پاسخ‌های دفاعی در سطوح مختلف مولکولی، سلولی و فیزیولوژیکی می‌شود.

آمارهای موجود نشان می‌دهند که جمعیت جهان تا سال ۲۰۲۵ میلادی به ۷/۹ میلیارد نفر خواهد رسید. در این شرایط سالانه ۸۰۰ میلیون تن گندم برای تأمین غذای جمعیت جهان، نیاز خواهد بود. در کشور ما، گندم منبع عمده تأمین کالری و پروتئین است، به طوری که حدود ۷۵ درصد پروتئین مصرفی هر فرد از نان تأمین می‌شود. تأمین این مقدار، اهمیت رشد سریع و مداوم در تولید گندم را آشکار می‌سازد. لذا ایجاب می‌نماید که بیشترین توجه به مطالعه و پژوهش در مورد این محصول استراتژیک به عمل آید تا با توجه به استعداد سرشاری که کشور وسیع ما در خصوص تنوع آب و هوا دارا می‌باشد بتوان نسبت به افزایش تولید و نیل به خودکفایی پایدار قدم‌های مؤثری برداشت. بهترین راه برای افزایش تولید محصولات زراعی، بهبود عملکرد و پایداری عملکرد در شرایط تنش خشکی، اصلاح و تولید ارقام پرمحصول و مقاوم به خشکی آخر فصل و نیز ارقام زودرس با استفاده از روش‌های جدید زیست فناوری می‌باشد (مراه، ۲۰۰۱). جهت تحقق این امر، آگاهی از اجزاء مقاومت به تنش خشکی، اثرات تنش خشکی بر گیاهان، پاسخ‌های گیاه به شرایط تنش و وضعیت دفاعی گیاه در مقابله با تنش خشکی ضروری است (ردی و همکاران، ۲۰۰۴) تا بتوان از آن‌ها در برنامه‌های اصلاح گندم استفاده کرد. اثرات عمومی تنش خشکی بر رشد گیاهان به خوبی شناخته شده، ولی اثرات کمبود آب در سطح بیوشیمیایی و مولکولی کمتر مطالعه شده است (چاوز و

همکاران، ۲۰۰۳). بنابراین به منظور اصلاح ارقام مقاوم باید تحقیقات فیزیولوژیکی و مولکولی جهت روشن شدن مکانیزم‌های مختلف مقاومت به خشکی صورت گیرد.

پاسخ به تنش خشکی به استراتژی سازش گیاه، مدت و سختی دوره خشکی بسته است و اگر بیش از یک مدت معین امتداد پیدا کند، منتج به تنش اکسیداتیو و در صورت عدم توانایی در کنترل، مرگ را به دنبال خواهد داشت. لذا اندازه‌گیری آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در طول تیمار تنش خشکی به عنوان یک شیوه جهت ارزیابی درگیری سیستم دفاعی در طول تنش پذیرفته شده است. از آنجایی که ارتباط قوی بین تحمل به خشکی وتغییر بیان ژن‌ها، تجمع متابولیت‌ها، پروتئین‌های مخصوص و آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان در گیاهان فتوسنتزکننده وجود دارد، آگاهی از تغییرات پروتئین‌ها و آنزیم‌ها تحت شرایط تنش خشکی ممکن است کمکی برای شناسایی صفات فیزیولوژیکی مؤثر در برنامه‌های اصلاحی و تولید ارقام متحمل باشد. در این راستا ارزیابی گروه‌های ژنوتیپی مختلف تحت تنش خشکی و در مراحل رشدی متفاوت می‌تواند تا حدودی چگونگی پاسخ ژنوتیپ‌ها را با آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان و یا سایر آنزیم‌ها را روشن کند. با توجه به این‌که فعالیت آنزیم‌های آنتی اکسیدان در شرایط تنش خشکی در مرحله رویشی (پنجه‌زنی) و زایشی کمتر مورد توجه قرار گرفته و اغلب تحقیقات انجام شده در مرحله گیاهچه‌ای و بیشتر در شرایط کنترل شده انجام شده‌است، بنابراین این پژوهش با هدف مطالعه تأثیر تنش خشکی در مراحل رشدی گیاهچه‌ای، پنجه‌زنی و گلدهی بر میزان فعالیت آنزیم‌های آنتی‌اکسیدان کاتالاز، سوپراکسیددیسموتاز، پراکسیداز، گلوتاتیون‌ردوکتاز و آسکوربات‌پراکسیداز و همچنین بررسی ارتباط فعالیت این آنزیم‌ها با عملکرد دانه در ژنوتیپ‌های حساس، بینابین و متحمل به خشکی گندم پاییزه در شرایط تنش خشکی می‌باشد که در تحقیقات دیگر کمتر مورد توجه قرار گرفته است.

فصل اول: بررسی منابع

۱-۱- تاریخچه گندم

گندم زراعی[1] یکی از قدیمی‌ترین و پر ارزش‌ترین گیاهان زراعی است که حدود ۱۸٪ سطح زمین‌های زراعی دنیا را به خود اختصاص داده و غذای اصلی بیش از ۳۵٪ از جمعیت جهان را تشکیل می‌دهد (شوبا و آخلیش، ۲۰۰۷). کشت گندم از حدود ۳۰۰۰ سال قبل از میلاد مسیح یعنی حدود ۵۰۰۰ سال پیش در مصر رواج داشته است. موطن اصلی گندم آسیای مرکزی است. منطقه پیدایش آن ابتدا در سوریه و فلسطین بوده و از آنجا به مصر و بین النحرین و سپس به ایران آمده و بعدها از طریق ایران به هندوستان، چین، روسیه و بالاخره به اروپا رفته و سپس به سایر نقاط دنیا انتقال یافته است (هارلان و زهاری، ۱۹۶۶). به‌دلیل کشت آسان در مقیاس وسیع با امکان نگهداری طولانی مدت، از آن به عنوان فاکتور کلیدی در ظهور جوامع شهری و شروع تمدن یاد می‌کنند.

۱-۲- تولید گندم در جهان و ایران

سازمان خواربار کشاورزی ملل متحد (فائو) در جدیدترین برآورد خود از میزان تولید گندم جهان پیش‌بینی کرد در سال ۲۰۱۴ تولید کل گندم در جهان به ۷۰۱ میلیون تن خواهد رسید که ۱۳/۴ میلیون تن نسبت به سال گذشته کاهش خواهد داشت. بر اساس این گزارش، تولید گندم ایران در سال ۲۰۱۴ نسبت به سال گذشته ۳/۵ درصد کاهش یافته و به ۱۳/۵ میلیون تن می‌رسد. در سال ۲۰۱۳ میزان تولید گندم در ایران ۱۴ میلیون تن بوده است. این گزارش، ایران را در سال ۲۰۱۴ همانند سال گذشته، دوازدهمین تولیدکننده بزرگ گندم جهان معرفی کرده است.

بر اساس برآورد فائو، اتحادیه اروپا با تولید ۱۴۳/۷ میلیون تن گندم رتبه نخست جهان را به خود اختصاص داده و چین با ۱۲۲ میلیون تن و هند با ۹۶ میلیون تن به ترتیب در رتبه‌های دوم و سوم قرار گرفته‌اند. آمریکا با تولید ۵۷ میلیون تن گندم در رتبه چهارم جهان و روسیه، کانادا، پاکستان، استرالیا، ترکیه و اوکراین نیز به ترتیب در رتبه های پنجم تا دهم از این نظر قرار گرفته‌اند. در این رده‌بندی، قزاقستان با تولید ۱۴/۸ میلیون تن گندم یک پله بالاتر از ایران در رتبه یازدهم و آرژانتین با تولید ۹/۴ میلیون تن گندم

1- *Triticum aestivum*